April, 1966

#### ACTA ENTOMOLOGICA SINICA

### **蓖麻蚕变态期神經系統的变化及** 脑的胆碱酯酶活性研究\*

## 利翠英 方思明

腹神经索的变化主要是缩短和神经节的合并。最显著的缩短阶段是在预蛹期,整条神经索由原来的 43 毫米缩短为 29 毫米。食管下神经节与脑愈合,腹部第一、二神经节并入后胸神经节,第六、七、八神经节合并成一大型的复合神经节,这样便由原来的八个腹神经节减少了一半。胸部三个神经节则因菱形区的消失而互相囊拢。

从化蛹后第九天起至成虫羽化,除了脑的体积稍有增大以外,整个中枢神经系统 基 本 上 沒 有 多 大 变 化。

在整个变态期间,脑 ChE 的活性渐进增高,酶的水解率(微克分子 ACh 毫克脑/30分钟)开始时为0.078 微米,最后至第十八天竟增至0.485 微米,总共约增长六倍左右。

#### 前 言

昆虫神经系统的研究很早就已开始,积累资料不少。近年来有关神经系统的形态和发育变化也有若干报导。 Панов (1957—1961) 作过昆虫胚后发育阶段脑构造的一系列观察; Menees (1961) 研究过金龟子 (Amphimallon majalis) 整个生命期腹神经索的变化;近来 Schmitt (1962) 作了昆虫神经系统比较解剖的评论,对昆虫神经系统的比较形态作了较全面的叙述。

在鳞翅目昆虫方面,早期的如 Peterson (1912) 在一种天蛾 (Protorace carolina) 幼虫的解剖中也描述过神经系统的形态; Buxton (1917) 研究过小翅蛾 (Micropteryx) 前脑的构造; Hanstron (1925) 作过菜白蝶 (Pieris brassicae) 幼虫和成虫脑的比较。 近年的有Libby (1959) 对天蛾蚕幼虫腹节神经系统的解剖,对神经的微细分布作了较详细的描述。最近 Pipa (1963)、Ashhurst 和 Richards (1964) 也分别观察了大蜡螟 (Galleria mellonella) 变态期腹神经索的缩短合并情况。 Heywood (1965) 对菜白蝶的中枢神经系

<sup>\*</sup> 本文曾在中国昆虫学会 20 周年学术讨论会上宣读。

统在变态期间的变化,作了详细的描述。

有关动物体內胆碱酯酶(以下简称 ChE)的研究,不论在脊椎动物或者包括昆虫在内的无脊椎动物都已积累下不少的资料,而且内容也相当广泛,包括着神经、血液和肌肉等方面的资料,但总其发展过程也不过是近四十来年的工作。

以昆虫为材料的研究,早期多集中于 ChE 在机体内的发生、特性及其生理意义方面 (Mikalonis 和 Brown, 1941; Means, 1942; Richards 和 Cutkomp, 1945),后期则多研究其与杀虫药剂的关系(Babers 和 Pratt, 1950; Metconlf 和 March, 1950; Hopf, 1954; Casida, 1955; Hartley 和 Brown, 1955);最近有些作者(Lord, 1961; Dauterman 等, 1962)还作了 ChE 的提纯研究工作,但对其在昆虫个体发育过程中发育情况的研究还是寥寥无几。在胚胎发育方面已知的有 Tahmisian(1943)对蝗卵的研究;Mehrotra(1960)对家蝇及草蝽卵胚胎发育期间胆碱系统出现的研究。成虫方面 Куприянова(1962)对雌性家蝇作了卵子不同发育阶段 ChE 活性的研究。至于变态期中 ChE 的研究则很少见,已知的有 Van der Kloot (1955)测定过天蚕 Platysamia cecropia 蛹脑 ChE 活性的变化。

本研究企图从蓖麻蚕在变态期內神经系统的变化及脑的 ChE 在变态期间的活性,来了解这种不滞育昆虫的生理特点,及为 ChE 在变态期中与神经系的关系提供必要的资料。

#### 材料和方法

整个试验过程都采用白黄品种蓖麻蚕作材料。幼虫除了冬、夏季室温太低或过热而 改放在 25℃ 恆温箱中以外,一般都在自然温度饲养。蛹期则全部放入 25℃,相对湿度为 79—89%的恆温箱发育。

为了作神经系统变态的观察,解剖材料都从幼虫上簇后第一天起逐日处理(用 Kahle 氏液注射入虫体固定,并保存于该液中作以后观察,和以 Bouin 氏液固定,供脑组织切片研究之用)。

酶活性变化的测定采用 Metcalf 提出的而又为 Augustinsson (1957) 所改进的比色测定法。此法原理系根据未反应的乙酰胆碱(以下简称 ACh)的量来作化学测定的。酶与部分基质—ACh 作用后余下未水解的 ACh 与羟胺反应形成一种乙羟肟酸,此酸在酸性液中与铁离子生成一种能溶解的红紫色复合物,颜色的深度与 ACh 的浓度成正比。

实验手续 分期(时间距离见下一节文内图 15)从恆温箱中取出蚕蛹 20 个,分成平均的两组,一组留作脑的称重,另一组于双目解剖镜下迅速破头取脑,除去其它组织,放入冰冻的装有磷酸缓冲液的小皿中。全部取完后,把脑移至小型研钵中,加一滴缓冲液及少量玻璃粉,研磨成匀浆,再用缓冲液分次把匀浆(尽可能干净地)洗至刻度试管中,总共为1毫升。另以一管加1毫升磷酸缓冲液(不含匀浆)作对照管,将此二管放入恆温箱中平恆温度 10 分钟,使以后加入基质液时酶能迅速作用。然后再加入 ACh 保温 30 分钟,再加碱性羟胺及三氯化铁液。与此同时,并制标准管和 O 管。各管溶液用滤纸过滤后,于581-T型光电比色计用绿蓝色滤光片(No. 50,波长 500 微米)测定光密度。各管内容物及其用量列表如下:

	标准管	O 管	对照管	试 验 管
脑勻浆	_		_	1 毫升
缓冲液	1毫升	2 毫升	1毫升	_
ACh	1 毫升	_	1毫升	1 毫升
NH₂OH	2 毫升	2 毫升	2毫升	2毫升
FeCl <sub>3</sub>	2 毫升	2 毫升	2 毫升	2 毫升

由此测出的光密度,根据下面公式计算出酶的活性:

$$E.\Lambda = \frac{4\left(\frac{R_c - R_e}{R_s}\right)}{W}$$

(单位: 微克分子 ACh/毫克脑/30 分钟) E.A = 酶活性;  $R_s$  = 标准管光密度;  $R_o$  = 对照管光密度;  $R_o$  = 试验管光密度; W = 10 个脑重量。

#### 結 果

#### 一、变态期内神经系統的分化

蓖麻蚕幼虫期中枢神经(图版 I,1)由一条有节的白色长链组成,沿腹面中央纵贯着整个虫体的大部分,除了头部和第七腹节以后几节外,每一体节有一个(实际上由一对愈合而成的)神经节。

幼虫头部有两个神经节。脑为头壳背面的神经节,也是神经系统最大的一个神经节,位置在头壳内食管背前方,外观上显然由两个椭圆形的神经节中央互相接合而成。神经节表面圆滑,完全未见有视叶的痕迹。头部另一神经节为食管下神经节。与脑不同,该节的两个神经节已紧密愈合成一个,位置与脑相对,在食管的腹面后方,近头部与前胸节交界处。从食管下神经节侧方发出一对明显的围食管连索与脑的背侧缘相连。

幼虫胸部共有三个神经节。前胸神经节较简单,外形及神经排列与腹神经节非常相似,位置与食管下神经节极为接近,两神经节之间的距离很短,使其在表面上看来几乎互相连接。中胸和后胸神经节比前者略大,且其前面的两条神经索分开成一个"菱形区"(Peterson, 1912),该区长度约占两神经节之间距离的 3/5—2/3,腹面交感神经系统的中神经和横神经即于此交接。

幼虫腹部神经节最为简单,外形近似六角形。前面六腹节各具一外形相似的神经节;第7腹节有两个神经节,前面一个为本身的神经节,外形与其它腹神经节无甚区别,其后紧连一个由第8腹节移来的神经节。由于两神经节之间的连索消失,不仅改变了第8腹神经节的位置,在外形上也比其它腹神经节略长,并在后侧方分别发出三对神经至第8、9、10三个腹节。

自幼虫上簇后隔天开始逐日进行解剖。从外形变化的过程看来, 蓖麻蚕神经系统的 变态,基本上是一连续不断的渐进过程,包括着脑体积的增大,新构造的出现,神经节的合 幷,以及由于腹神经索的这种头向集中而相应地出现的逐渐缩短现象。

在各个变态期,与其它神经节比起来,脑是处在一个快速的增长过程。刚上簇的熟蚕(图版 I, 1),脑的宽度是 0.93 毫米,但至第五天化蛹时(图版 I, 2)即已增大至 1.82 毫米,

脑的纵向最大直径也由 0.44 毫米增至 0.66 毫米。至化蛹后第九天(图版 I, 6), 脑体积的增加一直是快速上升的,宽度由化蛹时的 1.82 毫米增至 2.40 毫米。最后至成虫羽化时,脑宽度的最大值是 2.48 毫米, 比原来(上簇时)增大了 2.5 倍以上。

脑除了体积的增大以外,最突出的是视叶的发育。上簇后第四天,脑的两侧方逐渐向外尖出,大大加宽了脑的横向直径,这就是视叶发育的开始。当发育至化蛹后第九天(图版 I,6),视叶已不是尖形的突起,而是高度发育成两个大型的圆柱状物,占据着脑相当大的一部分,并有神经与复眼相连。视神经所连接的复眼也因开始色素沉积而具明显的轮廓。

脑构造的复杂化也明显表现在内部组织的分化上。 幼虫期的视叶还沒有明显分化,只是在脑的侧前方有两团由神经细胞聚集而成的"原基"(图版 II,7),成虫视叶的细胞即由这些"原基"分化而来。原基细胞小型,着色较深,细胞围聚成弧圈形,髓质的神经纤维由此穿过延伸至后侧角。此时,未来视叶的纤维质不多,充填于原基的弧圈中,但沒有明显分化成三块神经纤维区。蕈体则分化出蕈体柄,呈分叉状(图版 II,8、9)。除此以外,髓质的其它部分尚未明显分化。

整个变态期中枢神经系统在不同程度上都在不断地缩短着,其原因可以说,初期主要是由于虫体的缩短引起,后期(化蛹后)则是由于神经节的头向集中。从上簇后至第五天化蛹(图版 I, 2),随着虫体的纵向收缩,神经索缩短得最为明显,腹神经索长度由上簇时的 43 毫米缩短为 29 毫米左右,全长只为原来的 2/3。 其中尤以前胸至第 2 腹神经节一段缩短得更为明显,前胸至后胸神经节的距离由原来的 9 毫米变为 4 毫米左右,缩短了将近一半以上;后胸与第 1 腹神经节之间更由原来的 2.2 毫米变为 0.5 毫米,缩短了 3—4 倍之多。

神经节的合并,也使腹神经索的长度进一步缩短,整个中枢神经系统最后缩短的结果,长度平均只有 24 毫米左右。

变态期间神经节的合并,也是一个明显的过程。化蛹后开始,食管下神经节逐渐离开前胸神经节而向脑靠近,使得该神经节与前胸神经节之间的神经索显著伸长,最后至化蛹后第七天(图版 I,5),围食管连索完全消失,使食管下神经节与脑愈合成一块,只存留食管和背血管通过的小孔。

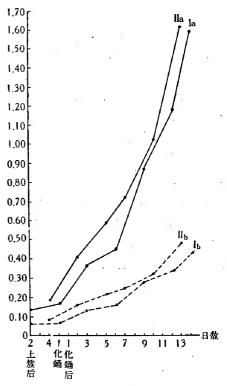
胸部神经节除了比原来增大以外,也出现了明显的头向集中现象。首先是中胸神经节向前胸神经节靠近,当发育至化蛹后第五天(图版 I, 4),两神经节之间的距离已大为缩短,菱形区已不再成为菱形,而象成虫的情况一样,变成两条粗短神经索,连接着前后两个神经节。后胸神经节一方面是与第 1、2 腹神经节愈合,另一方面也逐渐移近中胸神经节。化蛹后第二天(图版 I, 3),第一腹神经节已与后胸神经节极端接近,表面观几成一长

形的复合神经节,第二腹神经节也有向前集中的趋势。至化蛹后第五天(图版 I, 4),三个神经节之间的神经索完全消失,彼此互相连结成串。化蛹后第七天(图版 I, 5),三个神经节不但已完全愈合,而且与中胸神经节之间的"菱形区"也完全消失,神经节彼此极相靠近。

在变态过程中,腹神经节与胸神经节不同的是神经节不但不增大,反而稍有缩小,并由原来的六角形拉长成椭圆形。但是腹部神经节也象中枢的其它部分一样,经受着头向集中的变化,而且在某些方面看来,合并的程度更为显著。如上所述,第1、2腹神经节并入胸部,第7、8神经节一方面是由极端接近而至密合,另一方面则不断向第6腹神经节靠近,并于化蛹后第九天第6、7、8神经节完全愈合成为一个复合神经节(图版 I、6)。

#### 二、变态期内脑 ChE 的活性

有关 ChE 的活性问题,曾先后用两批蛹分期以比色法作了测定,结果如图15。在整个变态期內,脑 ChE 的活性无论以整个脑或者以单位毫克脑的组织来计算,活性都逐渐增高,成一平稳的渐进曲线(图1)。变态初期(即化蛹前后)酶的活性较低,平均约为0.078 微克分子(ACh/毫克脑/30 分钟)。至晚期(将羽化阶段),活性显著提高,最后的水解率竟达0.485 微克分子。由变态开始至结束,酶的活性约增加6倍左右,中间逐渐升高,从未见有下降现象。从酶活性



发展的曲线看来,似乎蓖麻蚕蛹酶活性的发展与神经变态过程有着相应的关系。 根据上述观察的情况,虽然神经系统在变态期间有着一系列的缩短,神经节的合并,以及体积增大和新构造出现的过程,但总起来说都是处在一个连续不断的动态发展过程中,根本就沒有停止或者象滞育那样缓慢发育的情况发生。 因此,本研究结果,与 Van der Kloot (1955) 对 Platysamia cecropia 所做的蛹期 ChE 活性测定的结果是一个明显的对照。该作者在这种有滞育性的天蚕蛾研究的结果,发现当蛹进入滞育时,ChE 的活性是突然停止的。

#### 計 論

ACh 在神经传导中起着重要的作用,这已为人们所普遍承认,并且在某些方面也得到试验的证实;而神经传导时释放出的 ACh, 只有通过 ChE 的快速分解,才能保证神经再度传导的正常进行。因此,作为 ACh 分解者的 ChE 就与神经的传导机能有着密切而特殊的关系,这也使我们有理由推想, ChE 在神经系统的发生中可能与神经的分化过程有

关。

Tahmisian(1945)通过滞育蝗卵胚胎的研究,认为胚胎神经系统的发育可能与酶的形成有密切的关系。他发现,随着胚胎神经系统的发育及停滞,胚胎中 ChE 的活性也出现了相应的变化。Boell 和 Shen(1950)对两栖类动物胚胎发育期中 ChE 活性的研究,找出了 ChE 活性的增加与中枢神经系统各部分机能的分化有关。在本研究中,我们观察到在蓖麻蚕蛹的整个变态期中,中枢神经系统进行着一系列的变化,特别是脑视叶的出现和视觉中枢的分化。而组织的分化,神经通路以及联合的增加,必然伴随着神经传导的进一步复杂化,这就要求作为与神经传导有密切关系的酶,有更高的活性来适应这种复杂传导的需要,因此我们在试验中获得的关于脑 ChE 活性不断增高的结果,是与理论上的推测完全一致的。

本研究系以蓖麻蚕蛹为材料,由于其具有不滞育的特点,因此,形态组织上的分化必然是逐渐的,而且是连续不断的。沒有受到任何发育停滞的影响,而作为神经组织中存在而又在神经机能上起着重要作用的酶,其活性就完全可能随着这种形态组织的逐渐变化而不断提高,表现出一种相应的发展过程。这一点在我们的试验结果中已得到充分的证实。而且 Van der Kloot (1955) 在不滞育的大蜡螟的测定(虽未指出逐渐的发展现象),也认为在变态期 ChE 具有较明显的活性(0.9±0.2 微米 ACh/每个脑/小时)。因此,我们推测酶活性的这种渐进性的发展,是这类不滞育昆虫的发育特点之一。

#### 参考文献

- Ashhrust, D. E. & A. G. Richards 1964 A study of the connective tissue associated with the central nervous system during the pupal stage of the wax moth. J. Morphol., 114(2):225—236.
- Auguatinsson, K. 1957 Assay methods for choline esterase. In Glick, D. ed. "Methods of Biochemical Analysis". 5:1-64.
- Babers, F. H. & J. Pratt 1950. Studies on the resistance of insects to insecticides I. Cholinesterase in house flies (Musca domestica L.) resistant to DDT. Physiol. Zool., 23:58—63.
- Boell, E. J. & S. C. Shen 1950 Development of cholinesterase in the central nervous system of Amblystoma punctatum. Jour. exp. Zool., 113(3):583-600.
- Buxton, P. A. 1917 On the protocerebrum of *Micropteryx* (Lepidoptera). Trans. ent. Soc. Lond., 24: 112-152.
- Casida, J. E. 1955 Comparative enzymology of certain insect acetylesterases in relation to poisoning by organophosphorus insecticides. *Biochem. J.*, 60(3):487—496.
- Dauterman, W. E. et al. 1962 Partial purification and properties of fly head cholinesterase. J. Ins. Physiol., 8(1):1-14.
- Hanstrom, B. 1952 Comparison between the brains of the newly hatched larva and the imago of *Pieris brassicae*. Ent. Tidskr., 46:43—52.
- Hartley, J. B. & A. W. A. Brown 1955 The effects of certain insecticides of the cholinesterase of the American cockroach. J. econ. Ent., 48(3):265—269.
- Heywood, R. B. 1965 Changes occurring in the central nervous system of *Pieres brassicae* L. (Lepidoptera) during metamorphosis. *J. Ins. Physiol.* 11(4):413—430.
- Hopf, H. S. 1954 Studies in the mode of action of insecticides II. Inhibition of the acetylesterase of the locust nerve cord by some organic phosphoric esters. *Ann. appl. Biol.*, 41(2):248—260.
- Libby, J. L. 1959 The nervous system of certain abdominal segments of the cecropia larva (Lepidoptera; Saturniidae). Ann. ent. Soc. Amer., 52(4): 469-480.
- Lord, K. A. 1961 The partial purification and properties of a cholinesterase from Blattella germanica L. Biochem. J., 178:483-490.
- Means, O. W. Jr. 1942 Cholinesterase activity of tissues of adult Melanoplus differentialis (Orthoptera:

- Acrididae). J. Cell. Comp. Physiol., 20(3):319-324.
- Mehrotra, K. N. 1960 Development of the cholinergic system in insect eggs. J. Ins. Physiol., 5(2):129—142.
- Menees, J. H. 1961 Changes in the morphology of the ventral nerve cord during the life history of Amphimallon majalis Rajoumowski (Coleoptera: Scarabacidae). Ann. ent. Soc. Amer., 54(5):660—663.
- Metcalf, R. L. & R. B. March 1950 Properties of acetylcholine esterases from the bee, the fly and mouse and their relation to insecticide action. *J. econ. Ent.*, 43(5):670—677.
- Mikalonis, S. J. & R. H. Brown 1941 Acetylcholine and choline esterase in the insect central nervous system. J. Cell. Comp. Physiol., 18(3):401-403.
- Peterson, A. 1912 Anatomy of the tomatoworm larva, Protorarce carolina. Ann. ent. Soc. Amer., 5(3): 246-272.
- Pipa, R. L. 1963 Studies on the hexapod nervous system. VI. Ventral nerve cord shortening; a metamorphic process in Galleria mellonella (L) (Lepidoptera: Pyrallidae). Biol. Bull., 124(3):293—302.
- Richards, A. G. & L. A. Cutkomp 1945 Cholinesterase of insect nerves. J. Cell. Comp. Physiol., 26(1): 57-61.
- Schmitt, J. B. 1962 Comparative anatomy of the insect nervous system. Ann. Rev. Ent., 7:137-156.
- Tahmisian, T. N. 1943 Enzyme in ontogenesis: choline-esterase in developing Melanoplus differentialis eggs. J. exp. Zool., 92(2):199-213.
- Van der Kloot, W. G. 1955 The control of neurosecretion and diapause by physiological changes in the brain of the cecropia silkworm. *Biol. Bull.*, 109(2):276—294.
- Куприянова, Е. С. 1962 Активность холинэстеразы у самок комнитной мухи (*Musca domestica* L.) на разных стадиях овогенеда. *Наук Докл. Выс. Школ. Биол. Науки.*, 4:55—58.
- Панов, А. А. 1957 Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. Энтомол. Обозр., **36**(2):269—284.
- ——. 1959 Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. II. центральное тело. Энтомол. Обозр., **38**(2):301—311.
- ———. 1960 Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. III. Зрительные доли. Энтомол. Обозр., **39**(1):86—105.

# CHANGES OCCURRING IN THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM AND THE ACTIVITY OF CHOLINESTERASE IN BRAIN OF PHILOSAMIA CYNTHIA RICINI BOISD. DURING METAMORPHOSIS

LEE TSUI-YING & FAN SI-MING

(Department of Biology, Sun Yat-sen University)

In the present paper, the transformation of the larval central nervous system into that of the adult, and the activity of cholinesterase in the brain of *Philosamid cynthia ricini* during metamorphosis are described.

The central nervous system during the larval stage of *Philosamia cynthia ricini* consists of a cerebral ganglion, a suboesophageal ganglion, three thoracic ganglia and eight abdominal ganglia. The connectives between suboesophageal and the first thoracic ganglia are short and thick, have these two ganglia lie very close together. The three thoracic ganglia and the 1st to 7th abdominal ganglia lie near the middle of the segments, with their interganglionic connectives almost equal in length. The 7th and 8th abdominal

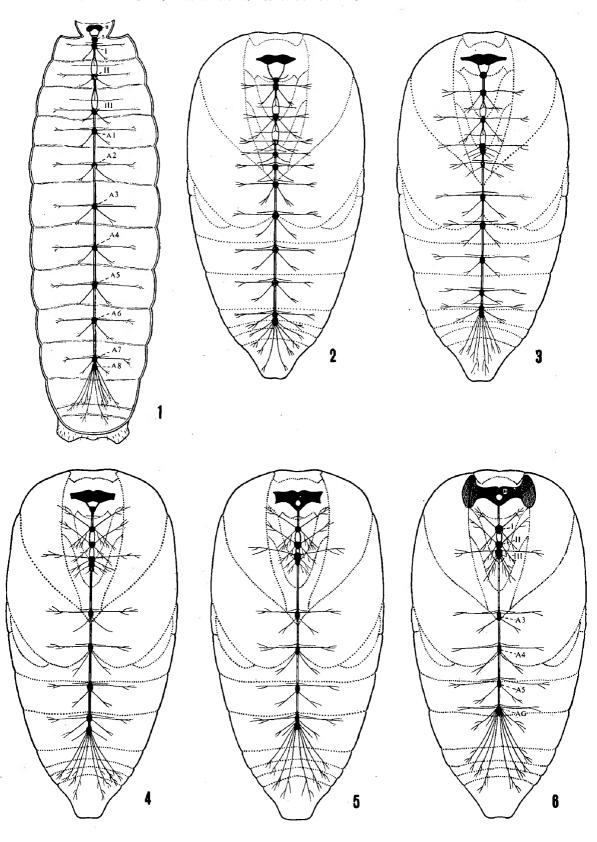
ganglia lie very close together; and the 8th abdominal ganglion actually lies within the 7th abdominal segment.

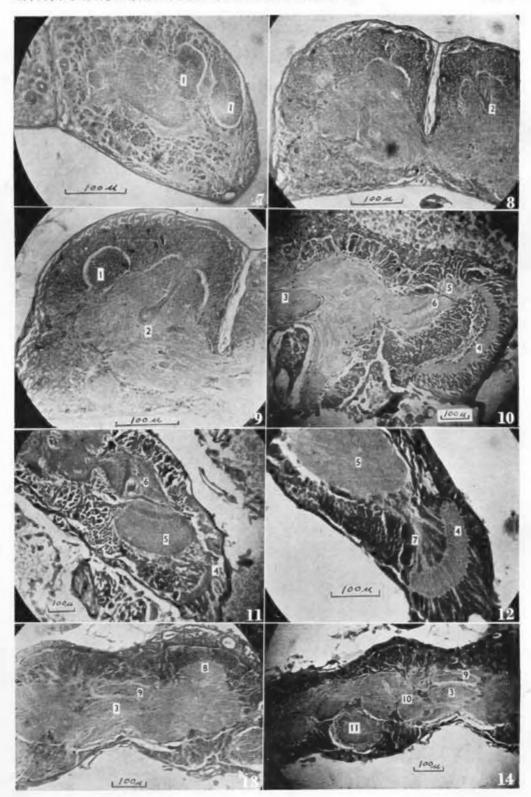
When the insect enters the prepual stage the connectives between the ganglia shorten considerably and the total length of the nerve cord is approximately reduced by one-third.

A series of macro-anatomical changes in nerve cord and structural changes in brain occur during the pupal stage. During metamorphosis, the brain gradually increase in size with the growth of the proto- deuto- and tritocerebrum. The connectives between the suboesophageal and 1st thoracic ganglia lengthen. The suboesophageal ganglion assumes a more anterior position, eventually lying immediately ventral to, and actually fusing together with the brain. The connectives between the 1st and 2nd thoracic ganglia somewhat shorten and the mesothoracic ganglion moves anteriorly and close to the 1st thoracic ganglion. The connectives between the 2nd and 3rd thoracic ganglia shorten, and degenerate gradually approaching the adult stage. The 1st and 2nd abdominal ganglia moves forward and fuse with the 3rd thoracic ganglion to form a large metathoracic ganglion, while the 6th meets the contiguous 7th and 8th abdominal ganglia to form a large compound last abdominal ganglion. In the result of shortening of the interganglionic connectives and the fusion of ganglia, the whole nerve cord appears much shorter. Only four abdominal ganglia remain during the adult stage.

Concerning the inner structure of the brain a very great difference is noted between the larva and the imago of this insect. The central body and the stalks of the mushroom bodies appear and develop in size and differentiation during the larval stage and the optic centers have begun their development as big imaginal discs. But the pons cerebralis and the glomeruli olfactorii are not yet visible even in the fullgrown larva. The structures of the brain become more complicated during the metamorphosis. Regarding the inner structure, the most noticeable differences are shown by the optic lobes. In this region, the imaginal discs give origin to the complicated optic centers of the adult. The lamina ganglionaris, medulla externa and medulla interna are differentiated from the imaginal discs gradually during metamorphosis. The pons cerbralis, glomeruli olfactorii, corpus ventrale appear as the process of metamorphosis proceeds, and the intervening chiasmata of optic center and the mushroom body are also well organized in the 9th-day pupa.

The activity of cholinesterase in the brain is lower at the beginning of prepupal stage and higher while appraoching adult emergence. The cholinesterase activity corresponded to  $0.078~\mu m$  of acetyl choline hydrolyzed per mg of brain in half an hour at the prepupal stage, and to  $0.485~\mu m$  at the end of pupal stage. The cholinesterase activity in brain increases about 6-fold during metamorphosis. It is assumed that in the insect without diapause like the Eri-silkworm the activity of cholinesterase in brain during the process of metamorphosis would increase gradually without any interruption as the time proceeds. This phenomenon is in contrast to that in the diapausing cecropia silkworm, in which an interruption of cholinesterase activity occurs during diapause (van der Kloot 1955).





#### 

- 1.上簇幼虫
- 2.初蛹
- 3.二日蛹
- 4. 五日蛹
- 5.七日蛹
- 6.九日蛹
- B. 脑 S. 食管下神经节 I. II. III. 前、中、后胸神经节 A<sub>1</sub>-A<sub>8</sub>. 第 1-8 腹神经节 AG. 第6、7、8 复合腹神经节

#### 

- 7.上簇幼虫脑水平切面
- 8. 上簇幼虫脑横切面
- 9.上簇幼虫脑横切面 10.二日蛹脑横切面
- 11.二日蛹脑水平切面
- 12. 九日蛹脑视叶部分水平切面
- 13.九日蛹脑水平切面
- 14.九日蛹脑水平切面
- 1. 视神经中枢"原基" 2. 蕈体柄 3. 中心体 4. 神经节层 5. 外髓
- 6.內髓 7.视交叉 8.蕈体萼部 9.脑桥体 10.腹体 11.嗅觉中枢